高温条件下棉铃虫化蛹率、夏滞育率和蛹重的变化

刘柱东，龚佩瑜，吴坤君，李典谟*
（中国科学院动物研究所，农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京　100080）

摘要：在预蛹期，高温处理能诱导棉铃虫蛹进入夏滞育。本实验着重就33～39℃的变温下滞育蛹和未滞育蛹的失重动态进行了对比研究，同时以常温(27℃)下蛹作为参照。研究发现：在33～39℃的变温条件下，棉铃虫化蛹率显著低于其在常温下的化蛹率，且所化蛹中有63.2%的雄性和10.9%的雌性进入高温夏滞育，其中高温滞育蛹和未滞育蛹分别都轻于正常发育蛹。化蛹后第2日至第5日期间，高温滞育蛹失重量显著低于高温未滞育蛹和正常发育蛹的失重量，分别为3.62、13.30和5.49 mg；蛹期总失重量结果与化蛹后第2～5日间蛹失重量趋势一致，高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹失重量分别为15.60、49.35和26.30 mg。蛹失重动态研究发现高温滞育蛹在夏滞育期间其失重曲线平缓，显著低于高温未滞育蛹和正常发育蛹；高温滞育蛹滞育解除后，其失重曲线与正常发育蛹的失重趋势基本一致。结果表明，棉铃虫夏滞育蛹能通过维持低的代谢水平来度过不利环境，具有一定的生态适应意义。

关键词：棉铃虫；高温；夏滞育；失重；失重曲线
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)01-0014-06

Effects of high temperature on incidence of pupation, summer diapause and pupal weight of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner)

LIU Zhu-Dong, GONG Pei-Yu, WU Kun-Jun, LI Dian-Mo* (State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing　100080, China)

Abstract: Summer diapause in cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner), is prolongation of the pupal stage, particularly in males, initiated by high temperature. Weight and weight loss of diapausing pupae and non-diapausing pupae exposed to high alternative temperatures of 33 – 39℃ were evaluated in the laboratory with normal developmental pupae from larvae reared at 27℃ as the control. In the experiment, pupation incidence at high temperature was significantly lower than that of the control; 63.2% of males and 10.9% of females fell into summer diapause when prepupae were exposed to alternative temperatures of 33 – 39℃. Weight of diapaused and non-diapaused pupae whose prepupae were exposed to high temperature was lighter than that of control pupae. Weight loss of pupae from 2nd to 5th day after pupation was less in diapausing pupae than those in non-diapausing and control pupae, *i.e*, 3.62, 13.30 and 5.49 mg respectively. The trend of total weight loss from pupation to emergence was similar to that from 2nd to 5th day after pupation, *i.e.*, 15.60, 49.35 and 26.30 mg in diapausing, non-diapausing and control pupae, respectivley. The curves of weight loss of the three groups showed significant difference. The curve of diapausing pupae was relatively even and was located below the curves of non-diapaused and control pupae. However, when the diapausing pupae were placed at diapause-terminated temperature, the curve of their weight loss of pupae was similar to that of control pupae except longer duration in the former case because diapausing pupae had a period of response about 3 days to terminate diapause. The results indicate that with diapause pupae can reduce metoblism and delay their development under high temperature to survive adverse environment.

Key words: *Helicoverpa armigera*; high temperature; summer diapause; weight loss; weight loss curve

Dingle (1978)认为滞育是昆虫生长、发育、繁殖的停顿状态，是大多数昆虫避开不利物候而采取的

基金项目：国家自然科学基金项目(30070128)；国家重点基础研究发展规划项目(2000016210)；中国科学院创新方向项目(KSCX2-1-02)
作者简介：刘柱东，男，1976年12月生，博士研究生，研究方向为昆虫生理生态，E-mail: liuzd@panda.ioz.ac.cn
*通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lidm@panda.ioz.ac.cn
收稿日期 Received: 2003-05-23；接受日期 Accepted: 2003-10-09

季节性适应策略。按照滞育发生的季节，可以将它分为冬滞育（winter diapause）和夏滞育（summer diapause）。相对于春秋两季昆虫处于活跃状态而言，将昆虫在夏季发生的生长发育或繁殖停顿现象称为夏滞育。昆虫夏滞育是盛夏季节前长日照、高温、干旱和食物短缺等物候条件诱导的，引起昆虫体内一系列基因和蛋白编码过程的改变，从而中止其生长发育的一种停顿状态（Masaki，1980）。夏滞育相对于冬滞育（毛文富和曹梅讯，2001；徐世清等，2001；刘会梅等，2003）而言，研究较少。Masaki（1980）在统计过去 30～35 年有关休眠（dormancy）的研究文献发现，只有 10% 的文献报道的是夏滞育。对夏滞育的研究，目前国内外还停留在夏滞育的诱导（induction）、维持（maintenance）和终止（termination）水平上（Xue and Kallenborn，1998；Held and Spieth，1999；Xue *et al*.，2002），很少深入到探索生理生化特征的研究（刘柱东等，2002；王方海，2002）。

吴坤君和龚佩瑜（2000）发现，高温可诱导棉铃虫蛹期夏滞育，滞育诱导的敏感虫态为预蛹，诱导滞育的临界温度为 33℃，温度越高，滞育发生率也越高。Tombes（1964）曾指出，夏滞育在两性中存在，表现为 4 个特征：呼吸率低、含水量低，脂肪含量高和生殖系统尚未发育完全。本文以棉铃虫夏滞育为研究对象，探讨由高温诱导的棉铃虫夏滞育在生理生态方面的某些特征，以棉铃虫蛹重的变化来衡量蛹的代谢水平，考察棉铃虫在夏滞育期间的生命活动情况。目前，尚未有蛹重变化方面的报道，而对这方面的探索研究有利于人们对夏滞育全面系统的理解，为棉铃虫的综合治理提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 虫源

供试棉铃虫采自北京郊区，已在室内用人工饲料（Wu and Gong，1997）连续饲养 3 代以上。幼虫用人工饲料在 27℃和 L14:D10 的光周期条件下饲养，成虫饲喂 10% 的蜂蜜水。

1.2 夏滞育的判断标准

两个指标可用于决定棉铃虫蛹是否滞育：眼点停留在化蛹时位置的时间长短和蛹腹部脂肪体的状况（Wilson *et al*.，1979）。Phillips 和 Newsom（1966）发现滞育蛹其眼点停留的时间比未滞育蛹眼点停留的时间要显著的长。同样，Pearson（1958）指出棉铃虫化蛹时脂肪体呈圆形颗粒状并且滞育蛹在滞育期间保持这种状态不变；而非滞育蛹在化蛹后第二天，其脂肪体便开始消解。在 30～35℃下，发育蛹眼点移动的平均时间不超过 1.6 天，以此值的 1 倍，即化蛹后第 5 天（实际蛹龄为 4 天）眼点仍未移动者作为其进入滞育的标准（吴坤君和龚佩瑜，2000）。同时用放大镜（10×）观察蛹腹部脂肪体是否呈颗粒状作为判断滞育的辅助指标。

1.3 高温对棉铃虫化蛹的影响

棉铃虫初孵幼虫在养虫缸（15 cm×8 cm）用人工饲料群养至 3 龄，然后在玻璃试管（1.2 cm×10 cm）中单个饲养至 6 龄（以防止棉铃虫幼虫互相残杀）。饲养温度为 27℃，光周期为 L14:D10。实验设 5 个重复，每组供试 6 龄幼虫 80 头。老熟幼虫在含水量为 7% 的土壤中入土化蛹。自预蛹开始分两组处理：对照组在 27℃、光照为 L8:D16 的条件下化蛹，所获得的蛹为正常发育蛹（简称对照蛹），统计化蛹率；高温处理组在 L8:D16 的光照和 33～39℃的变温（39℃下光照 8 h，其余 16 h 则为 33℃，无光照）条件下诱导蛹夏滞育，统计化蛹率。

1.4 棉铃虫高温条件下的滞育率观察

将 1.3 中高温处理组蛹按夏滞育判断的标准分为高温滞育蛹和高温未滞育蛹，辨别雌雄，分别统计雌雄蛹夏滞育率。在高温条件（33～39℃）下，棉铃虫自化蛹后第 2 日，每日检查眼点移动情况，记录高温未滞育蛹眼点停留时间。一部分高温滞育蛹自化蛹后第 5 日（实际蛹龄为 4 日），转移到解除滞育的温度（30℃）条件下，每日检查眼点移动情况、记录高温滞育蛹眼点停留时间。同时，取常温对照蛹若干头（$n>50$），自化蛹后第 2 日开始查眼点，记录眼点停留时间，比较三种类型蛹眼点停留时间有何差异。

1.5 高温对棉铃虫蛹重的影响

取高温处理组蛹若干头（$n>50$）放置于 33～39℃高温条件下，自化蛹后第 2 日（实际蛹龄为 1 日龄）起，检查眼点移动情况，判断蛹是否滞育，逐日用十万分之一精度的电子天平（Sartotius research）称重直到高温未滞育蛹羽化，记录蛹重，比较温度与初始蛹重的关系。然后将高温滞育蛹转移到解除滞育的温度条件下（30℃），逐日记录蛹重，并且检查眼点移动情况，记录眼点停留时间。同时取常温对照蛹若干头（$n>50$）置于常温下，逐日称重，作为对照组。计算蛹日失重量 $\triangle = M_i - M_{i+1}$，其中 i 为蛹日龄，统计第 2～5 日蛹失重量及总失重量，绘制失重曲线。

1.6 数据分析方法

利用SPSS软件中的One-way ANOVA进行方差分析，比较各组之间的差异，同时用Excel软件绘制图形。

2 结果与分析

2.1 高温对棉铃虫化蛹率的影响

高温条件下其化蛹率只有86.2%，而常温对照组化蛹率则高达99.3%。与常温对照组相比，高温对棉铃虫化蛹率有显著影响（$F = 18.224$；$df = 1, 16$；$P = 0.001$）。

2.2 棉铃虫高温条件下的滞育率

在本实验中，预蛹期诱导温度为33～39℃，能成功诱导32.4%的棉铃虫蛹进入夏滞育，其中63.2%的雄性和10.9%的雌性进入高温夏滞育。在高温下，雄性更趋向于高温滞育，其滞育率显著高于雌性（$F = 49.3$；$df = 1, 8$；$P < 0.01$）。

在滞育解除的温度条件下，眼点停留时间是夏滞育判断标准之一，夏滞育昆虫有滞育解除反应期。结果表明，高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹的眼点停留时间分别为9.6、1.6和1.9天（表1）。在滞育解除条件下，高温滞育蛹的眼点停留时间显著长于高温未滞育蛹和正常发育蛹的眼点移动时间（$F = 160.897$；$df = 2, 289$；$P < 0.01$）。

2.3 高温对棉铃虫蛹重的影响

2.3.1 初始蛹重：比较三种类型蛹重，结果表明高温对棉铃虫蛹重有显著影响，高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹蛹重分别为294.83、287.78和321.38 mg。棉铃虫预蛹置于高温下化蛹，其蛹重显著低于常温下蛹重（$F = 37.031$；$df = 2, 247$；$P < 0.001$），其中高温滞育蛹略重于高温未滞育蛹，但二者没有统计上的显著差异。

表1 不同类型棉铃虫蛹眼点停留时间的比较

Table 1 Comparison of the retention of the pigmented eye spots among diapausing, non-diapausing and control pupae

蛹 Pupa	样本数 *n*	眼点停留时间（天） Retention of pigmented eye spots (d)
高温滞育蛹 Diapausing pupae	96	9.56 ± 0.62 a
高温未滞育蛹 Non-diapausing pupae	110	1.59 ± 0.05 b
正常发育蛹 Control pupae	86	1.98 ± 0.01 b
F		160.90
df		2, 289
P		0.001

注 Note：表中数据为平均值 ± 标准误（$M \pm SE$），数据后标有不同字母表示差异显著（$P < 0.05$，Duncan新复极差法检验）。
The data in the table are mean ± *SE* and those followed by different letters differ significantly by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$).

2.3.2 蛹失重量：棉铃虫蛹失重量的大小粗略的反映了蛹代谢活动的强弱。我们选用了两个时间段来测定蛹失重量，一个为自2日蛹到判断滞育与否的时间，即化蛹后第5日（实际蛹龄为4日），此期间高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹失重量分别为3.62、13.30和5.49 mg；另一个为总失重量，从2日蛹到羽化。高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹总失重量分别为15.60、49.35和26.30 mg（表2）。从表中可以看出，无论是第2日蛹到第5日蛹的失重量，还是总失重量，高温滞育蛹的失重量均显著低于高温未滞育蛹和正常发育蛹的失重量。本结果表明，处于滞育状态的棉铃虫蛹能有效的调节其生命活动，维持低的代谢水平。

表2 不同类型棉铃虫蛹失重量的比较

Table 2 Weight loss of pupae of *Helicoverpa armigera* treated on different temperature conditions

蛹 Pupa	样本数 *n*	第2～5日蛹失重量(mg) Weight loss from 2nd to 5th day after pupation	蛹总失重量(mg) Total weight loss of pupae
高温滞育蛹 Diapausing pupae	55	3.62 ± 0.30 a	15.60 ± 2.16 a
高温未滞育蛹 Non-diapausing pupae	106	13.30 ± 0.56 c	49.35 ± 1.22 c
正常发育蛹 Control pupae	92	5.49 ± 0.22 b	26.3 ± 1.54 b
F		138.55	51.279
df		2, 250	2, 250
P		0.000	0.000

表中数据为平均值 ± 标准误（$M \pm SE$），数据后标有不同字母表示差异显著（$P < 0.05$，Duncan新复极差法检验）。
The data in the table are mean ± *SE* and those followed by different letters differ significantly by Duncan's multiple range test ($P < 0.05$).

2.3.3 蛹失重曲线：高温未滞育蛹在33～39℃的高温下，一般化蛹后8到10天便羽化。同样，发育蛹在27℃的温度下蛹期也为10天左右。在实验设计中，高温滞育蛹在33～39℃的滞育维持温度下放

置 10 天，此时高温滞育蛹处于夏滞育状态。比较此三种类型蛹在 10 天内的失重变化，结果见图 1。从图中看出，高温未滞育蛹体重变化量最快，发育蛹次之，而高温滞育蛹则表现为一条平缓的曲线，体重几乎不变化。当高温滞育蛹置于 30℃ 的滞育解除温度下，此时棉铃虫蛹将解除滞育，继续发育。将高温滞育蛹在滞育解除条件下的失重变化与发育蛹和高温未滞育蛹的失重相比，发现其失重变化的趋势与发育蛹的变化趋势一致（图 1），只是自转移至羽化所需时间长于 10 天，验证了高温滞育蛹在滞育解除的条件下，并不能立即解除滞育，而是有一个滞育解除反应期。经统计分析，在本实验条件下此反应期为 3 天。

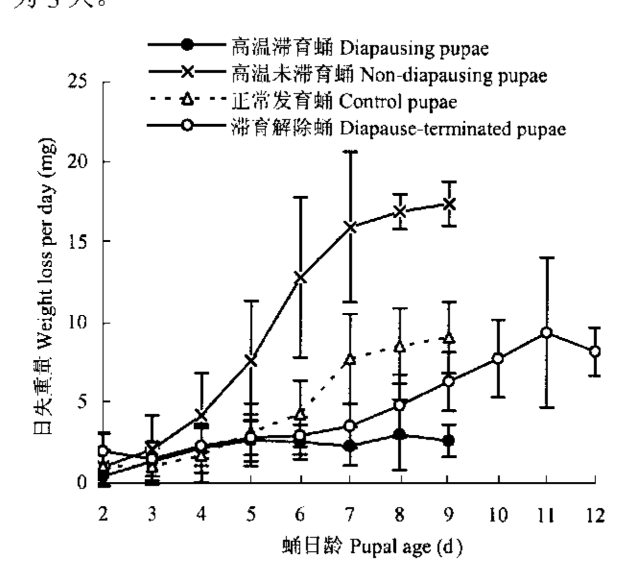


图 1　不同类型蛹失重曲线

Fig. 1　Curves of weight loss of pupae of *Helicoverpa armigera* among different groups

滞育解除蛹实际蛹龄为 10 + *i*，*i* 为图中所标蛹日龄.

The actual pupal age of diapause-terminated pupae was 10 + *i*, in which *i* was the pupal age shown in figure.

Samples tested per group were not fewer than 50.

3　讨论

3.1　高温对棉铃虫化蛹的影响

关于高温处理对棉铃虫影响的研究不多（Nibouche，1998；吴坤君和龚佩瑜，2000；刘柱东等，2001）。Nibouche (1998)曾报道热带（北非布基纳法索）棉铃虫的幼虫在恒温 37℃ 下饲养会导致蛹期滞育。我国学者亦发现高温能诱导棉铃虫夏滞育，诱导滞育的临界温度为 33℃，滞育个体亦绝大部分为雄性（吴坤君和龚佩瑜，2000）。我们研究发现高温处理棉铃虫会给棉铃虫子代带来一系列的负效应：历期延长，存活率降低，进而影响其种群增长的能力（刘柱东等，2001）。本研究结果发现，高温影响棉铃虫化蛹率和蛹重，化蛹期间死亡率明显上升，且蛹显著偏小。对鳞翅目昆虫而言，蛹重是衡量其适合度的一个间接指标，蛹越大，适合度越高（Leuck and Perkins，1972；Storer *et al.*，2001）。由此可见，高温条件对棉铃虫化蛹不利，与在常温下化蛹相比，棉铃虫必须动用更多的能量才能完成化蛹，这将减少其对子代的投入，从而影响其适合度。

3.2　棉铃虫的高温滞育特性

棉铃虫的夏滞育是高温诱导的蛹滞育，滞育诱导的临界温度为 33℃，温度越高，夏滞育率亦越高，且滞育个体多为雄性（吴坤君和龚佩瑜，2000）。Butler 等（1985）以烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 为研究对象报道了类似的结果。

本文研究的棉铃虫夏滞育是预蛹期感受高温诱导的、发生在蛹期的滞育；它在高温下可以长期维持，转移到较低温度后，很快终止滞育。有学者可能认为其是热静止（thermal quiescence）或休眠（dormancy）。当高温滞育昆虫转移到适宜的温度环境下，并不马上发育，而是要经过一段时间的滞育发育（diapause development）（Andrewartha，1952）。我们的研究发现终止棉铃虫高温滞育，其眼点移动所需的时间显著长于非滞育蛹眼点移动所需的时间（表 1），证实了滞育解除反应期的存在。我国学者亦发现终止夏滞育所需时间与越冬滞育蛹相似，均显著长于非滞育蛹（吴坤君和龚佩瑜，2000）。棉铃虫滞育解除反应期的存在更加证实本文探讨的棉铃虫夏滞育是一种严格意义上的滞育（diapause），而不是一般意义上的休眠或热静止。

3.3　棉铃虫高温滞育生态适应意义

本文从棉铃虫蛹期的体重变化，推测其代谢水平的强弱，并就高温下滞育蛹、未滞育蛹和常温下发育蛹做了比较研究，基本探明了棉铃虫通过夏滞育（高温）虫态的低水平代谢来适应高温这种不利环境，为棉铃虫发生规律及成害机制提供一定的理论支持。昆虫代谢水平通常表现在呼吸率或耗氧量的变化。夏滞育期间，尽管外界环境温度高，昆虫的代谢总是维持在一个低水平，以减少能量的消耗而度过不良环境。低的呼吸率是滞育昆虫的共同特点，有时被用作判断滞育的生理指标（Litsinger and Aple，1973；Kostal *et al.*，1998；刘柱东等，2002）。本实验选用体重变化来衡量代谢水平对以蛹进行夏滞

育的棉铃虫是经过再三斟酌的,考虑到蛹作为只有能量支出而没有能量输入的特殊虫态,其体重变化的大小是蛹生命活动强弱的直接反映,且实验条件简便,易于操作。

通过对高温滞育蛹、未滞育蛹和正常发育蛹3日到5日蛹失重及总失重量的比较,发现:(1)高温下未滞育蛹失重量远高于常温下发育蛹失重量,说明高温下蛹代谢水平显著高于常温下蛹的代谢水平;(2)高温滞育蛹的失重量很低,几乎只有高温未滞育蛹失重量的1/4,滞育蛹在夏滞育期间,尽管外界环境温度很高,其代谢仍维持在很低的水平,生命活动几乎停止,是对高温环境的一种生理适应,减少能量的消耗从而度过逆境;(3)当滞育解除后,其代谢活动恢复如初,与发育蛹相当,能很快的适应环境,与物候同步发展。

有文献报道,甲虫类昆虫在进行夏滞育前,有食物积累的行为,使脂肪体肥大或脂肪含量增加(Bennett and Thomas, 1964; John *et al.*, 1975)。然而,诱导棉铃虫夏滞育的高温敏感期在预蛹期,此时棉铃虫已停止取食,因而没有食物积累的过程。本实验对高温下滞育蛹和未滞育蛹蛹重的研究发现,尽管高温滞育蛹比未滞育蛹略重,二者在体重方面没有质的差异。至于能量物质储存形式有没有差别,还有待进一步研究证实,不过有学者报道越冬滞育蛹的能量代谢底物主要是脂肪,而未滞育蛹的能量代谢底物则主要为糖类(Brody, 1945; 吴坤君和龚佩瑜,1984;吴坤君等,1989)。

参考文献(References)

Andrewartha HG, 1952. Diapause in relation to the ecology of insects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 27: 50–107.

Bennett SE, Thomas CA Jr, 1964. Lipid content of the alfalfa weevil as related to seasonal activity. *J. Econ. Entomol.*, 57: 237–239.

Brody S, 1945. Bioenergetics and Growth. Roinhold Publishing Co., New York.

Butler GD Jr, Wilson LT, Henneberry TJ, 1985. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): initiation of summer diapause. *J. Econ Entomol.*, 78: 320–324.

Dingle H, 1978. Evolution of Insect Migration and Diapause. New York: Springer. 41–52.

Held C, Spieth HR, 1999. First evidence of pupal summer diapause in *Pieris brassicae* L.: the evolution of local adaptedness. *J. Insect Physiol.*, 45: 587–598.

Kostal V, Sula J, Simek P, 1998. Physiology of drought tolerance and cold hardiness of the Mediterranean tiger moth *Cymbalophora pudica* during summer diapause. *J. Insect Physiol.*, 44: 165–173.

Leuck RE, Perkins WD, 1972. A mothod of evaluating fall armyworm progeny reduction when evaluations control achieved by host-plant resistance. *J. Econ. Entomol.*, 65: 482–483.

Litsinger JA, Apple JW, 1973. Estival diapause of the alfalfa weevil in Wisconsin. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 66: 11–16.

Liu HM, Sun XG, Wang XJ, Zhang JJ, 2003. Diapause of the hawthorn spider mite, *Tetranychus viennensis* (Zacher). *Acta Entomol. Sin.*, 46(4): 500–504. [刘会梅,孙绪艮,王向军,张建军, 2003. 山楂叶螨滞育的初步研究. 昆虫学报,46(4): 500–504]

Liu ZD, Gong PY, Wu KJ, 2001. Performance of the progeny from *Helicoverpa armigera* (Hübner) suffered from high temperature. In: Li DM ed. Entomology and Environment. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. 56–60. [刘柱东, 龚佩瑜, 吴坤君. 2001. 高温处理棉铃虫对其子代生长发育的影响. 见: 李典谟编. 昆虫与环境. 北京: 中国农业科技出版社. 56–60]

Liu ZD, Wu KJ, Gong PY, 2002. Regulation and genetic basis of summer diapause in insects. *Entomol. Knowl.*, 39: 261–264. [刘柱东, 吴坤君, 龚佩瑜, 2002. 昆虫夏滞育的调控及其遗传基础. 昆虫知识,39: 261–264]

Mao WF, Cao MX, 2001. Isolation and purification of diapause-associated proteins from hemolymph in *Ostrinia furnacalis*. *Acta Entomol. Sin.*, 44(4): 389–394. [毛文富,曹梅讯,2001. 亚洲玉米螟滞育关联蛋白的分离和纯化. 昆虫学报,44(4): 389–394]

Masaki S, 1980. Summer diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 25: 1–25.

Nibouche S, 1998. High temperature induces diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. *Entomol. Exp. Appl.*, 87: 271–274.

Pearson EO, 1958. The Insect Pests of Cotton in Tropical Africa. London: Commonwealth Institute of Entomology. 1–355.

Phillips JR, Newsom KD, 1966. Diapause in *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 59: 154–159.

Storer NP, van Duyn JW, Kennedy GG, 2001. Life history traits of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) on non-Bt and Bt transgenic corn hybrids in Eastern north Carolina. *J. Econ. Entomol.*, 95: 1 268–1 279.

Taylor JW Jr, Brady UE, Franklin R, 1975. Evidence of aestivation in field population of *Hylobius pales* and *Pachylobius picivorus*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 68: 19–20.

Tombes AS, 1964. Structural changes in the reproductive organs of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 57: 422–426.

Wang FH, Gong H, Qin JD, 2002. Role of brain in controlling diapause in *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomol. Sin.*, 45(3): 416–418. [王方海,龚和,钦俊德, 2002. 棉铃虫脑在控制滞育中的作用. 昆虫学报,45(3): 416–418]

Wilson AGL, Lewis T, Cunningham RB, 1979. Overwintering and spring emergence of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Namoi Valley, New South Wales. *Bull. Entomol. Res.*, 69: 97–109.

Wu KJ, Gong PY, 1984. Respiratory metabolism of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.*, 27: 128–135. [吴坤君, 龚佩瑜, 1984. 棉铃虫的呼吸代谢. 昆虫学报, 27: 128–135]

Wu KJ，Gong PY，1997. A new and practical artificial diet for the cotton bollworm. *Entomol. Sin.*，14：277 – 282.

Wu KJ，Gong PY，2000. Performance of *Helicoverpa armigera* at extreme temperture. In：Li DM ed. Entomology of China Towarding 21st Century. Beijing：Chinese Scientific Technology Press. 442 – 446.［吴坤君，龚佩瑜，2000. 极端温度对棉铃虫发育和存活的影响. 见：李典谟编. 走向 21 世纪的中国昆虫学. 北京：中国科学技术出版社. 442 – 446］

Wu KJ，Gong PY，Li XZ，1989. Characteristics of the respiratory metabolism of overwintering pupae of the cotton bollworm *Heliothis armigera*（Hübner）. *Acta Entomol. Sin.*，32(2)：136 – 143.［吴坤君，龚佩瑜，李秀珍，1989. 棉铃虫越冬蛹呼吸代谢的某些特点. 昆虫学报，32(2)：136 – 143］

Xu SQ，Zheng BP，SIMA YH，Kai Hidenori，Xu JL，2001. Target of hydrochloric acid in acid-treatment of diapausing eggs of *Bombyx mori*. *Acta Entomol. Sin.*，44(1)：51 – 55.［徐世清，郑必平，司马杨虎，甲斐英则，徐俊良，2001. 家蚕滞育性卵盐酸处理的靶物质. 昆虫学报，44(1)：51 – 55］

Xue FS，Kallenborn HG，1998. Control summer and winter diapause in pupae of the cabbage butterfly，*Pieris melete* Ménétriés. *J. Insect Physiol.*，43：701 – 707.

Xue FS，Spieth HR，Li AQ，Hua A，2002. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle，*Colaphellus bowringi*（Coleoptera：Chrysomelidae）. *J. Insect Physiol.*，48：279 – 286.

（责任编辑：袁德成）